



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO**

**DIVERSIFICAÇÃO E EVOLUÇÃO FENOTÍPICA EM PEIXES
CASCUDOS (SILURIFORMES: LORICARIIDAE: LORICARIINAE)**

LAURA BARRETO DE PAULA SOUZA

SÃO CRISTÓVÃO

SERGIPE-BRASIL, 2018

LAURA BARRETO DE PAULA SOUZA

**DIVERSIFICAÇÃO E EVOLUÇÃO FENOTÍPICA EM PEIXES
CASCUDOS (SILURIFORMES: LORICARIIDAE: LORICARIINAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Sidney Feitosa Gouveia
Coorientador: Dr. Pablo Ariel Martinez

SÃO CRISTÓVÃO

SERGIPE-BRASIL, 2018

Souza, Laura Barreto de Paula.

S729d Diversificação e evolução fenotípica em peixes cascudos (siluriformes: loricariidae: loricariinae) / Laura Barreto de Paula Souza; orientador Sidney Feitosa Gouveia. – São Cristóvão, 2018.

41 f.: il.

Dissertação (mestrado em Ecologia e Conservação)–
Universidade Federal de Sergipe, 2018.

1. Cascudo(Peixe). 2. Peixe de água doce. 3. Diversidade biológica. 4. Filogenia. I. Gouveia, Sidney Feitosa, orient. II. Título.

CDU 639.219

TERMO DE APROVAÇÃO

DIVERSIFICAÇÃO E EVOLUÇÃO FENOTÍPICA EM PEIXES CASCUDOS (SILURIFORMES: LORICARIIDAE: LORICARIINAE)

por

LAURA BARRETO DE PAULA SOUZA

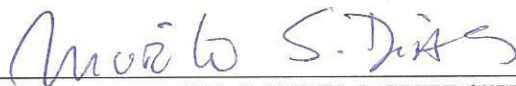
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

APROVADA pela banca examinadora composta por



DR SIDNEY FEITOSA GOUVEIA

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe



DR. MURILO SVERSUT DIAS

Universidade de Brasília



DR. MARCELO FULGÊNCIO GUEDES DE BRITO

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe



DR. PABLO ARIEL MARTINEZ

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe

São Cristóvão/SE, 22 de fevereiro de 2018

Dedico aos meus pais, Airton e Isabel, que são o meu Norte.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Sergipe e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação pela oportunidade de desenvolver meu trabalho e pela formação.

À CAPES pela bolsa concedida.

Aos meus orientadores Drs. Sidney e Pablo por todo o aprendizado, por todo profissionalismo e por serem tão bons orientadores. Obrigada por todo apoio nesses dois anos.

Aos professores do PPEC que somaram tanto conhecimento e à Juliana Cordeiro, exemplo de competência para resolver todos os nossos “problemas burocráticos”.

Ao professor Raphael Covain por ceder os alinhamentos genéticos para a reconstrução filogenética do trabalho.

Ao meu colega escocês Isaac Trindade pela maravilhosa ajuda com a coleta de dados e por todo incentivo.

Aos membros da banca pelo aceite ao convite para contribuírem para melhoria do meu trabalho.

Aos meus pais Airton Paula Souza e Isabel Cristina Barreto de Souza e às minhas irmãs Barbara Barreto e Patrícia Barreto por estarem sempre ao meu lado me dando todo suporte para buscar meus sonhos, vocês são os amores da minha vida.

À Rodrigo e aos meus amigos de todas as horas Mariana Carvalho, Luciana, Daniel, Hugo, Camila, Mônica, Pedro, Vinícius e Mariana Cardoso, por serem os melhores companheiros que eu poderia ter, vocês são presentes de Deus em minha vida.

Aos meus amigos da “Turma do Campo” Mônica (novamente hehe), Danillo, Tamiris, Thiago, Raphaella, Alyne, Jéssica, Rafael e Erivelton pela vivência maravilhosa que tivemos. À Kathleen, minha parceira de congresso e à galera do melhor laboratório Raone, Thalyta e Davi. À Bruna, Mayane e Alexandre da época de Labictio.

E a Deus.

Muito obrigada é pouco para expressar toda minha gratidão!

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	viii
Resumo.....	x
Abstract.....	xi
Introdução.....	12
Objetivos.....	16
Objetivos específicos.....	16
Metodologia.....	17
Reconstrução filogenética.....	17
Obtenção de características fenotípicas.....	19
Diversificação.....	21
Análise de correlação filogenética.....	21
Análise de disparidade ao longo do tempo.....	22
Resultados.....	22
Diversificação.....	22
Análise de correlação filogenética.....	31
Análise de disparidade ao longo do tempo.....	31
Discussão.....	32
Conclusões.....	35
Referências Bibliográficas.....	37

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Representantes dos Loricaríneos estudados.....15
- Figura 2.** Árvore filogenética da subfamília Loricariinae (Actinopterygii: Siluriformes: Loricariidae), contendo 114 espécies, modificada de Covain et al. (2016). A nomenclatura foi validada através de Eschemeyer et al. (2016).....18
- Figura 3.** Registros de ocorrência das 114 espécies de Loricaríneos utilizados para as análises (n=3251).....20
- Figura 4.** Taxas de diversificação da subfamília Loricariinae contendo 114 espécies. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação.....24
- Figura 5.** Taxas de diversificação do tamanho corporal (log docomprimento padrão) da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação. O círculo em vermelho evidencia o subclado que apresentou um shift de diversificação.....25
- Figura 6.** Taxas de diversificação da posição do nicho climático da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação. O círculo em vermelho evidencia o subclado que apresentou um shift de diversificação.....26
- Figura 7.** Taxas de diversificação da largura de nicho climático da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação. Os círculos em vermelho evidenciam os subclados que apresentaram shift de diversificação.....27
- Figura 8.** Taxas de diversificação da posição de micro-hábitat da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação.....28
- Figura 9.** Taxas de diversificação da largura de micro-hábitat da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação.....29
- Figura 10.** Filogenia com os atributos tamanho corporal, larguras de nicho climático e de micro-hábitat. A primeira coluna evidencia espécies de porte grande (■) e pequeno (■). A segunda coluna evidencia as espécies com maiores larguras de nicho climático, ou seja,

generalistas (■), as com menores, especialistas (■). A terceira coluna representa as espécies com maiores larguras de micro-hábitat (■) e menores (■). Os valores intermediários dos atributos foram representados pelos espaços em branco. Os polígonos pontilhados em vermelho indicam os clados que apresentaram shift de largura de nicho climático e o pontilhado em azul o clado que apresentou shift de tamanho corporal.....30

Figura 11. Plots de disparidade ao longo do tempo (DTT) para tamanho corporal (A), nicho climático (B), micro-hábitat (C), largura de nicho climático (D) e largura de micro-hábitat (E) das 114 espécies de Loricariinae. A linha sólida indica a disparidade empírica calculada para a filogenia. A linha pontilhada indica a média de disparidade esperada para o modelo nulo (evolução neutra dos atributos). A área sombreada representa o intervalo de 95% de confiança para a distribuição nula simulada dos atributos.....32

RESUMO

Uma das causas da variação filogenética, temporal e espacial da riqueza das espécies são atribuídas aos processos de especiação e extinção diferencial das linhagens, chamado de diversificação. Existe também uma grande diversidade fenotípica entre as espécies que pode estar relacionada à diversificação. O desenvolvimento de métodos filogenéticos comparativos permitiu o estudo da diversificação e evolução de atributos das espécies. O objetivo do presente estudo é investigar os padrões de diversificação e evolução de atributos de peixes Cascudos da subfamília Loricariinae, e investigar se esses atributos estão correlacionados com as taxas de diversificação. Foi utilizada uma filogenia contendo 114 representantes de espécies da subfamília e os atributos tamanho corporal, posição e largura de nicho climático de micro-habitat (substrato), para avaliar as taxas evolutivas e relação entre esses diferentes eixos do nicho das espécies e as taxas evolutivas da subfamília. As taxas de diversificação da subfamília e dos atributos foram estimadas através do BAMM e foram realizadas análises de correlação filogenética (STRAPP) a fim de detectar se os atributos estão moldando o processo de diversificação na subfamília. Foram realizadas também análises de disparidade ao longo do tempo (DTT) para explorar o padrão temporal de evolução fenotípica. A análise de diversificação mostrou que a subfamília possui altas taxas de diversificação. O tamanho corporal apresentou taxas heterogêneas entre os subclados, apresentando um shift de diversificação no clado em que a espécie *Paraloricaria agastor* apresentou o menor tamanho do clado. A posição de nicho climático apresentou um padrão heterogêneo de taxas de diversificação, apresentando um shift envolvendo seis espécies de *Rineloricaria* que conservaram sua posição de nicho. A diversificação da largura de nicho climático revelou o padrão mais heterogêneo, apresentando quatro shifts que ocorreram em clados que contém espécies com maiores larguras de nicho climático. Já as taxas de diversificação da posição e largura de micro-habitat não apresentaram shifts. Os testes STRAPP revelaram não haver correlação entre nenhum dos atributos considerados no presente estudo e a diversificação, mostrando que o processo evolutivo de Loricariinae parece ser independente dos atributos fenotípicos investigados. O DTT revelou que na maior parte da história evolutiva da subfamília as médias de disparidade dos atributos estudados evoluíram de forma neutra, porém apresentaram picos de disparidade fenotípica dentro dos clados no tempo mais recente. Os resultados mostram que provavelmente os Loricaríneos evoluíram através de uma radiação não adaptativa onde eventos vicariantes teriam promovido especiação alopátrica e as altas taxas de diversificação. De fato, acredita-se que a radiação dos peixes Neotropicais esteve intimamente relacionada aos processos geológicos de formação de bacias (hipótese hidrogeológica). O DTT reforça essa conclusão, pois em boa parte da história evolutiva os atributos evoluíram neutramente, sem associação com a diversificação, como seria esperado em uma radiação não adaptativa. Entretanto, apesar de a subfamília ter evoluído sob radiação não adaptativa, processos de seleção divergente possivelmente ocorreram em espécies independentemente, promovendo disparidade significativa dos atributos dentro dos clados no tempo presente. Os resultados obtidos revelam uma história evolutiva peculiar para os Loricaríneos e um exemplo raro de radiação não adaptativa nos Neotrópicos, que pode elucidar o entendimento dos processos que levaram a extraordinária diversificação dos peixes Neotropicais, ainda pouco conhecidos.

Palavras-chave: Macroevolução, peixes dulcícolas neotropicais, Loricaríneos, radiação não adaptativa.

ABSTRACT

One of the major causes of the phylogenetic, temporal and spatial variation of species richness is attributed to the processes of differential speciation and extinction of lineages, named diversification. There is also a great phenotypic diversity among species that may be related to diversification. The development of phylogenetic comparative methods allowed the study of the diversification and evolution of species traits. The aim of this study is to investigate the pattern of diversification and trait evolution of the suckermouth armored catfish, Loricariinae subfamily, and to investigate if these attributes are related to the diversification rates within the clade. We used a phylogeny containing 114 representatives of subfamily species and their attributes body size, climatic niche and microhabitat (substrate) - position and width for both - to evaluate the evolutionary rates and test the relationship between these different axes of the species niche and their evolutionary rates. We estimated diversification rates with BAMM and performed phylogenetic correlation analyzes (STRAPP) to address the question of whether the attributes are related to the diversification process in the subfamily. We also performed analyzes of disparity through time (DTT) to explore the temporal pattern of phenotypic evolution. The diversification analysis showed that the subfamily had high rates of diversification. Body size presented heterogeneous rates among clades, presenting a shift of diversification in which the specie *Paraloricaria agastor* had the smallest size of the clade. Climatic niche position presented a heterogeneous pattern of diversification rates, with a shift involving six species of *Rineloricaria* that retained their niche position. Diversification of the climatic niche width revealed the most heterogeneous pattern, presenting four shifts occurring in clades in which some species possessed greater climatic niche widths. However, the rates of diversification of both micro-habitat position and width did not show any shift. The STRAPP test revealed no correlation between any of the traits studied with diversification, showing that evolutionary process of Loricariinae seems to be independent of the phenotypic attributes investigated. The DTT revealed that in most of the Loricariinae's evolutionary history, the averages of disparity of the studied attributes evolved under neutral evolution, although they presented peaks of phenotypic disparity within the clades in the most recent time. The results showed that Loricariinae evolved through a non-adaptive radiation where vicariant events would have promoted allopatric speciation and the high diversification rates. In fact, it is known that the radiation of Neotropical fishes was closely related to geological processes of basin formation (hydrogeological hypothesis). DTTs analyzes reinforces this claim, because in most of the evolutionary history the attributes evolved neutrally, without association with diversification, as expected in non-adaptive radiation. Although the subfamily evolved under non-adaptive radiation, divergent selection processes possibly occurred in species independently, promoting significant disparity of attributes within the clades at the present time. The results obtained highlights a peculiar evolutionary history for Loricariinae and a unique known example of non-adaptive radiation for the Neotropics, which can be enlighten the understanding of the yet little known processes that led to the extraordinary diversification of the Neotropical fishes.

Key-words: Macroevolution, neotropical freshwater fishes, Loricariinae, non-adaptive radiation.

INTRODUÇÃO

A diversidade biológica varia amplamente no espaço, tempo e entre grupos taxonômicos, e entender os mecanismos responsáveis pela geração e manutenção desses padrões são algumas das principais questões da ecologia e biologia evolutiva. Um dos principais processos que modulam a diversidade no espaço e no tempo são os processos de especiação e extinção diferencial das linhagens (Morlon 2014). O balanço entre taxas de especiação e extinção das espécies ao longo de sua história evolutiva é chamado de diversificação (Pyron & Burbrink 2013). Estimar taxas de especiação e extinção das linhagens, e entender como e por que elas variam ao longo do tempo, espaço geográfico e entre grupos de espécies, é fundamental para compreender como processos evolutivos e ecológicos geram e moldam a diversidade biológica (Morlon 2014).

O processo de diversificação, apesar de ser central para estudos de padrões macroevolutivos, é particularmente difícil de ser estudado, pois os processos de especiação e extinção ocorrem em escala de milhares até milhões de anos, e há uma notável escassez de registro fóssil para grande parte dos táxons (Morlon 2014). Na última década, têm sido desenvolvidos diversos métodos para estimar taxas diversificação através de filogenias moleculares a partir de espécies viventes. As filogenias são boas representantes das relações evolutivas entre espécies e, portanto, podem ser utilizadas para aumentar a nossa compreensão do processo de diversificação, assim como da dinâmica da diversidade ao longo do tempo e entre grupos taxonômicos (Hernández et al. 2013; Morlon 2014). O uso específico de filogenias para estudos de diversificação, vem ganhando força através do desenvolvimento de estudos que buscam integrar as diferentes áreas da biologia (Diniz-Filho et al. 2013) e do aprimoramento de métodos de análise filogenética (Ricklefs 2007; Morlon 2014).

Os fatores que determinam a diversificação das espécies são variados: (i) fatores históricos como tempo cronológico, história geológica e geográfica do ambiente; (ii) fatores ambientais como disponibilidade de recursos, clima, novas oportunidades ecológicas, heterogeneidade do hábitat, interações inter e intraespecíficas, energia e (iii) fatores intrínsecos das linhagens como atributos morfológicos e ecológicos (Ricklefs 2007; Fitzjohn 2010).

Diferentes espécies possuem diferentes características morfológicas, ecológicas ou funcionais. Acredita-se que as características fenotípicas das espécies podem afetar as taxas de diversificação das linhagens, como por exemplo, tamanho do corpo, sistema sexual e habilidade de dispersão (Martinez et al. 2015). De fato, existem teorias consolidadas que evidenciam uma

relação positiva entre a diversidade fenotípica e a diversificação, tais como a teoria de radiação adaptativa (Schluter 2000) e a teoria do equilíbrio pontuado (Eldredge & Gould 1972). Por exemplo, Rabosky et al. (2013) mostraram que taxas de diversificação foram correlacionadas com taxas de evolução de tamanho em mais de 30000 espécies de peixes (Actinopterygii), que representam a maior parte da diversidade biológica de vertebrados. Porém, nem sempre essa relação entre divergência fenotípica e diversificação das espécies pode ser encontrada, como no caso de radiações não adaptativas (Kozak et al. 2006).

Uma importante abordagem para entendermos como a diversidade fenotípica mudou ao longo do tempo é estudar o *tempo* e o *modo* da evolução. Em seu estudo clássico *Tempo and Mode in Evolution*, George Gaylord Simpson (1944) definiu como *tempo* as taxas de evolução, que podem acelerar ou desacelerar e serem lentas ou rápidas. Já o *modo* seria a maneira ou caminho como ocorreu a evolução, onde o *tempo* é um fator básico (Larson 1996). Ou seja, o *tempo* pode ser interpretado como o padrão e o *modo* como os processos que levaram ao padrão (Hunt 2012). Existem modelos evolutivos que nos possibilitam testar e inferir o *modo* da evolução fenotípica. Esses modelos são como regras pelas quais, ao longo do processo evolutivo de uma linhagem, os traços das espécies evoluíram. São exemplos, o movimento Browniano, Ornstein-Uhlenbeck, *Early Burst*, dentre outros, sendo o movimento Browniano utilizado como base para muitos desses e outros modelos de evolução fenotípica (Reynolds et al. 2003). Desta forma, o estudo do *tempo* e *modo* de evolução fenotípica possibilita a identificação de variações nas taxas evolutivas, permitindo criar hipóteses sobre os processos relacionados com tais mudanças (Duran 2016).

Simpson (1953), afirmou que “enquanto indivíduos sobrevivem e perpetuam suas linhagens eles são *ipso facto* adaptados, e dessa forma, a adaptação é claramente universal”. Porém a intensidade da seleção natural que leva a essas adaptações pode variar e refletir nas taxas de evolução e consequentemente nos *modos* da evolução (Baker et al. 2015). A natureza heterogênea das taxas de evolução ao longo da história dos clados é amplamente conhecida e seu estudo é muito importante para a biologia evolutiva. O desenvolvimento de métodos recentes permitiu o estudo e a detecção dessa heterogeneidade nas taxas evolutivas (Thomas & Freckleton 2012; Rabosky 2014). Por exemplo, Price et al. (2012) verificaram que a evolução fenotípica de traços que fazem parte do sistema funcional de captura de presas evoluíram mais rápido em peixes recifais Haemulídeos que traços locomotores, sendo um excelente exemplo da heterogeneidade na evolução de caracteres em peixes.

Entretanto, para alguns pesquisadores existem limites ecológicos à diversificação (Rabosky 2009, mas veja Wiens 2011). O conceito de capacidade suporte e como a disponibilidade de recursos participa da dinâmica de populações já é amplamente conhecido, porém a ideia de limites ecológicos também pode ser aplicada a clados (Ricklefs 2009; Wiens 2011). Acredita-se que a seleção ecológica divergente pode acelerar a velocidade da evolução de atributos e especiação (Schluter 2000). Quando a seleção divergente é ausente, as populações podem apresentar conservatismo de nicho e apresentar baixas taxas de divergência em atributos ecológicos (Sobel et al. 2010). Sob forte divergência ecológica, a evolução em atributos ecológicos pode ser acelerada, levando rapidamente a diferenças ecológicas e isolamento reprodutivo entre espécies (especiação ecológica; Schluter 2009). Por exemplo, têm se observado que elevadas taxas de evolução do nicho climático estão associadas a maiores taxas de diversificação em salamandras (Kozak & Wiens 2010).

Os sistemas dulcícolas da região Neotropical abrigam um quarto de toda diversidade de peixes do mundo, porém ainda não se conhecem as forças evolutivas que levaram a essa extraordinária diversificação (Schaefer 1998). Novas evidências baseadas em filogenias moleculares remetem à diversificação de alguns peixes dulcícolas Neotropicais para o período pré-Pleistocênico. Esse resultado levou a predição da chamada hipótese hidrogeológica em que a diversificação dessa biota está intimamente relacionada com processos geológicos de formação dos sistemas de drenagem (bacias) (Montoya-Burgos 2003). Eventos de divisões de drenagem, deslocando cursos de rios e repetidas incursões e transgressões marinhas podem ter ocorrido, promovendo diversificação (Lundberg et al. 1998).

A família Loricariidae (Actinopterygii: Siluriformes) abrange a segunda maior riqueza de peixes de água doce da região Neotropical e é a família com maior riqueza de espécies da ordem Siluriformes, com mais de 970 espécies descritas, distribuídas em mais de 100 gêneros (Eschmeyer & Fong 2018). Os peixes da família Loricariidae, popularmente conhecidos como cascudos, são endêmicos da região Neotropical, com ocorrência na Costa Rica, Panamá e América do Sul. O processo evolutivo de radiação da família Loricariidae ocorreu em escala subcontinental, sendo desse modo comparado à radiação dos Ciclídeos dos Grandes Lagos e do Vale Rift na África (Schaefer & Stewart 1993). A grande variedade de cores e formas corporais dos Loricariídeos reflete o alto grau de especialização ecológica do clado, e por conta dessa morfologia especializada foram classificados como uma família monofilética (Covain et al. 2016). São caracterizados pelo corpo achatado recoberto por placas ósseas, boca ventral

característica do hábito bentônico modificada em disco sugador, podendo haver a presença ou não de barbilhões sensitivos (Nelson 2006).

Dentro da família Loricariidae, a subfamília Loricariinae (Figura 1) é caracterizada por ser altamente diversificada e suas espécies são diferenciadas por apresentarem o pedúnculo caudal longo e deprimido e pela ausência de nadadeira adiposa. Vivem em habitats variados, de ambientes lóticos a lênticos e de substrato mineral a orgânico, sempre bentônicos, e apresentam marcadas variações de formas corporais de acordo com o habitat colonizado. Por exemplo, alguns representantes da subfamília possuem corpo longo e delgado que se mistura perfeitamente com madeira e folhas submersas, enquanto que outros podem ser grandes e achatados e se enterram em substratos arenosos. Alguns grupos podem apresentar muitos dentes, pedunculados e organizados em formato de pente, enquanto que outros têm poucos a nenhum dente, podendo variar também no formato e tamanho dos dentes. Os lábios apresentam uma diversidade de características, podendo variar de papiloso a filamentosos ou liso (Covain et al. 2016).

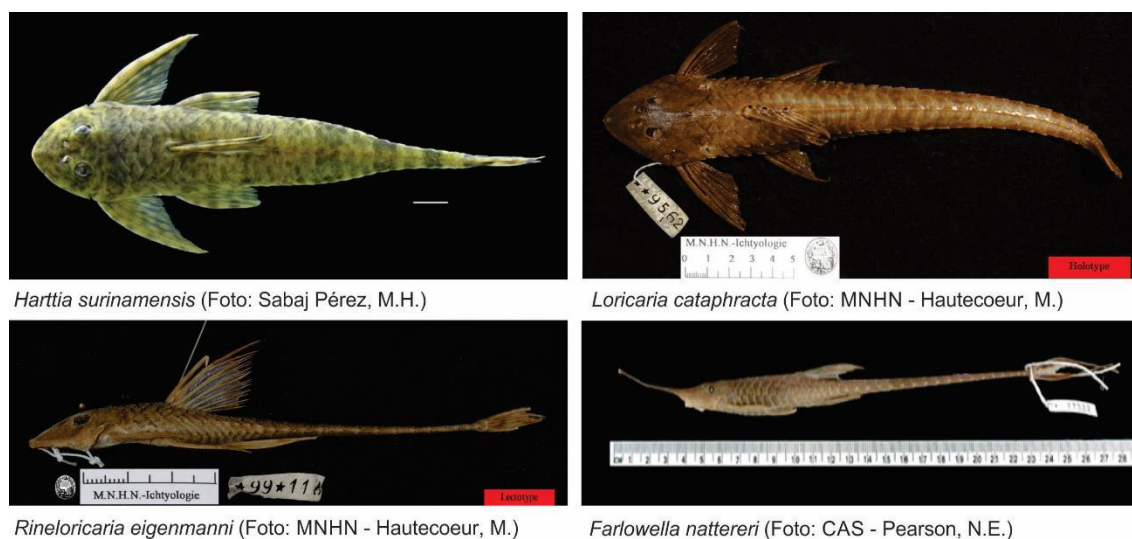


Figura 1. Representantes dos Loricaríneos estudados.

A hipótese filogenética mais recente mostra que a subfamília Loricariinae é dividida em duas tribos: Harttiini e Loricariini (Covain et al. 2016). A tribo Harttiini, constitui uma assembleia parafilética e é restrita a três gêneros: *Harttia*, *Ctenoloricaria* e *Harttiella*. Já a tribo Loricariini é dividida em duas subtribos: Farlowellina e Loricariina. Dentro de Farlowellina os gêneros formam grupos parafiléticos e dentro de Loricariina existem três gêneros também

parafiléticos. Frente a esses problemas filogenéticos e baseando-se em padrões morfológicos foi proposto a equivalência de vários gêneros e a revalidação de um gênero. Apesar das diferentes hipóteses para classificação da subfamília, adotaremos a proposta brevemente descrita acima para o presente estudo.

Estudos macroevolutivos de peixes de água doce, como de padrões de diversificação e divergência fenotípica, são ainda recentes e incipientes, apesar da imensa gama de problemas a serem investigados e do aprimoramento de métodos de análise. No presente trabalho focaremos em como os fatores intrínsecos (fenótipo) dos Loricariíneos, aqui representados pelos atributos morfológico e ecológicos tamanho corporal, nicho climático e uso de micro-hábitat se relacionam com o processo de diversificação. Uma correlação positiva entre as taxas de evolução da subfamília e os atributos será esperada se os Loricariíneos tiverem evoluído em uma radiação adaptativa. Ao contrário, caso não exista relação entre a diversificação e atributos, acredita-se que outros processos tenham promovido a diversificação da subfamília.

OBJETIVOS

Investigar os padrões de diversificação e evolução de atributos ecológicos de peixes da subfamília Loricariinae, e testar a relação evolutiva entre atributos e diversificação.

Objetivos específicos

1. Investigar o padrão de diversificação da subfamília Loricariinae.
2. Investigar o padrão de diversificação dos atributos tamanho corporal, nicho climático e micro-hábitat na subfamília Loricariinae.
3. Investigar o *modo* de evolução dos atributos tamanho corporal, nicho climático e micro-hábitat na subfamília Loricariinae.
4. Investigar a relação entre a diversificação de Loricariíneos e os atributos tamanho corporal, nicho climático e micro-hábitat.

METODOLOGIA

Reconstrução filogenética

Utilizamos os alinhamentos cedidos por Covain et al. (2016) para reconstruir uma filogenia contendo 114 representantes de espécies da subfamília (Figura 2). Para resolução das relações filogenéticas entre espécies mais próximas (relações entre espécies e gêneros), nós utilizamos dois genes mitocondriais 12 S e 16 S. Nós também utilizamos o gene nuclear Fish Reticulon-4 (f-rtn4r) composto de dois íntrons e três éxons. Os éxons de f-rtn4r são muito conservados e fornecem informações sobre relações filogenéticas mais profundas (intra-família e intra-ordem), enquanto que os íntrons são mais variáveis e oferecem informações sobre relações entre espécies mais próximas filogeneticamente. As sequências de DNA foram editadas e agregadas usando BioEdit 7.0.1 (Hall 1999) e alinhadas usando ClustalW (Thompson et al. 1994) e o alinhamento final foi otimizado visualmente. Regiões com alinhamentos em loop ambíguos dos genes mitocondriais foram excluídas do alinhamento.

Para reconstrução da filogenia utilizamos o software Beast – “Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees” (Drummond et al. 2012) através do CIPRES Science Gateway V. 3.3 (www.phylo.org), uma plataforma online para inferência de filogenias. O Beast é um programa multi-plataforma para análise bayesiana de sequências moleculares usando o método Markov Chain Monte Carlo (Green 1995). Os modelos de evolução para reconstrução filogenética foram determinados em Covain et al. (2016). Utilizamos 50 milhões de gerações com burn-in de 10% e a convergência das cadeias foram observadas no software Tracer 1.5 (Rambaut & Drummond 2007) e foi considerado Tamanho Efetivo de Amostra (Effective Sample Size – EES) maior que 200.

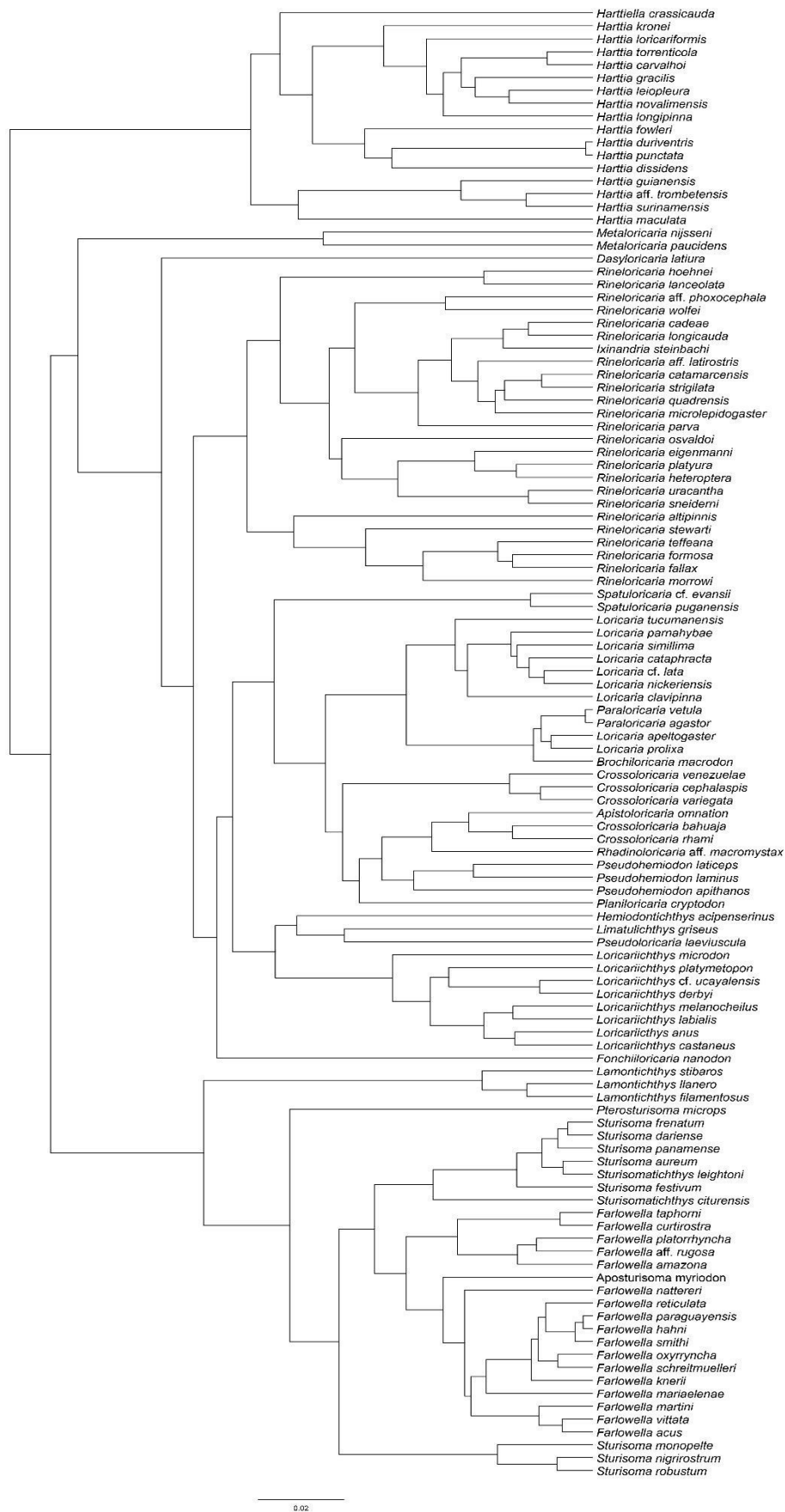


Figura 2. Árvore filogenética da subfamília Loricariinae (Actinopterygii: Siluriformes: Loricariidae), contendo 114 espécies, modificada de Covain et al. (2016). A nomenclatura foi validada através de Eschemeyer et al. (2016).

Obtenção de características fenotípicas

Os atributos utilizados foram tamanho corporal, nicho climático e micro-hábitat, os quais são reconhecidos por determinarem importantes aspectos biológicos e evolutivos das espécies. A relação entre esses atributos e o processo de diversificação foi previamente testada para outros grupos taxonômicos e foram encontradas evidências de correlação entre eles, inclusive em Actinopterygii (Kozak & Wiens 2010; Schnitzler et al. 2012; Rabosky et al. 2013; Moen & Wiens 2017).

Os dados de tamanho corporal das 114 espécies foram obtidos através do Fishbase (Froese & Pauly 2016) e da literatura (Isbrucker et al. 1976; Sánchez et al. 2017). A medida de tamanho corporal utilizada foi o logaritmo do comprimento padrão máximo (cm) de cada espécie.

O nicho climático e o micro-hábitat foram calculados através do OMI (*Outlying Mean Index*). Esse índice mede a distância entre uma média de condições ambientais utilizadas pelas espécies (centróide), e a média das condições ambientais da área amostral (origem do hiperespaço do nicho de todas as espécies avaliadas), fornecendo valores descritivos do nicho climático e micro-hábitat para cada espécie (Dolédec et al. 2000). Foram consideradas no presente trabalho as medidas de posição (OMI) e tolerância (Tol), sendo a última representando a largura de nicho, tanto climático como de micro-hábitat. Utilizamos os valores das espécies ao longo do primeiro eixo da ordenação OMI como medida de posição e largura dos nichos, pois esse explicou mais de 50% da variação entre todos os eixos (nicho climático= 74.35%, micro-hábitat= 52.4%). Como o primeiro eixo do micro-hábitat apresentou menor poder de explicação, as análises foram testadas também com os valores do segundo eixo, mas por não haver diferença significativa entre os resultados, foram considerados apenas os valores do primeiro eixo como descritores dos parâmetros de posição e largura de nicho para o micro-hábitat. Os valores de tamanho corporal e larguras de micro-hábitat e nicho climático foram divididos em quartis para construção da filogenia com distribuição de atributos. Os valores do primeiro quartil foram classificados como pequeno porte para tamanho corporal e especialistas micro-hábitat e nicho climático. Os valores do segundo e terceiro quartil foram classificados como intermediários para os três atributos, e os valores do quarto quartil foram classificados como grande porte para tamanho corporal e generalistas para micro-hábitat e nicho climático.

Para descrever as condições locais de micro-hábitat e nicho climático de cada espécie, utilizamos registros de ocorrências das espécies e camadas ambientais. Foram utilizados 3251 registros de ocorrências das espécies válidas obtidos através do FishBase, GBIF, speciesLink

(GBIF 2012; Froese & Pauly 2016; slink.cria.org.br) e Coleção Ictiológica da UFRN (Figura 3).

As camadas climáticas utilizadas para o cálculo do nicho climático foram obtidas através da base de dados WorldClim (Fick & Hijmans 2017). As variáveis utilizadas para o cálculo do nicho climático foram a temperatura média anual (BIO1), temperatura média do trimestre mais quente (BIO10), temperatura média do trimestre mais frio (BIO11) e precipitação média anual (BIO12), com resolução de 30 segundos (~1 km²).

As camadas de solo utilizadas para o cálculo do micro-habitat foram retiradas do EarthEnv (www.earthenv.org), plataforma que disponibiliza camadas ambientais específicas para ambientes dulcícolas em resolução padronizada de 1km (Domisch et al. 2015). As variáveis utilizadas para o cálculo do micro-habitat consistem na média, mínima, máxima e média ponderada inversa de dez variáveis do solo preditas dentro da profundidade padrão de 2,5 cm (0-5 cm de espessura padrão). Estas incluem carbono orgânico do solo (g / Kg), pH do solo (pH * 10), fração de massa de conteúdo de areia (%), fração de massa de conteúdo de sedimento (%), fração de massa de conteúdo de argila (%), fragmentos grosseiros (fração > 2 mm) volumétrico (Kg / m³), profundidade até à rocha (horizonte R) até 240 cm (cm), probabilidade de ocorrência prevista (0-100%) do horizonte R por sub-captção, as quais fornecem um fino detalhamento do substrato utilizado pelas espécies.

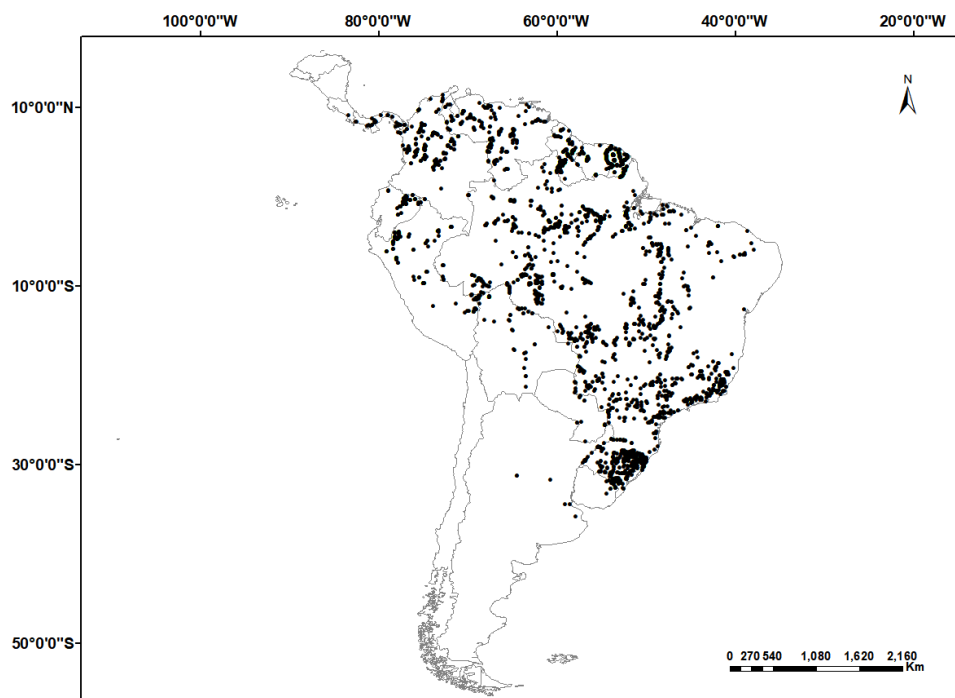


Figura 3. Registros de ocorrência das 114 espécies de Loricaríneos utilizados para as análises (n=3251).

Diversificação

As taxas de diversificação da subfamília e dos traços foram estimadas através do BAMM (Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures; Rabosky et al. 2014), implementado no R. Esse método filogenético estima taxas de diversificação para cada linhagem e permite identificar mudanças nos regimes de diversificação ao longo do tempo e entre as linhagens utilizando o algoritmo salto reversível Markov Chain Monte Carlo. O modelo assume que essas mudanças nos regimes de diversificação ocorrem sob um processo de Poisson composto (Rabosky et al. 2014). Para as análises de diversificação utilizamos 20 milhões de gerações com burn-in de 10% e a confiabilidade e convergência das cadeias foram avaliadas a partir do ESS>200. A proporção de espécies da subfamília presentes na filogenia (aproximadamente 47%) foi levada em consideração para as análises (globalSamplingFraction=0.477).

Análise de correlação filogenética

Existe grande interesse dos ecólogos e evolucionistas em identificar quais características dos organismos são associadas às diferentes taxas de diversificação das espécies. No presente estudo utilizamos um teste semi-paramétrico para detecção de diversificação dependente de traços, o STRAPP (“STructured RAtE Permutations on Phylogenies”, Rabosky & Huang 2015), a fim de detectar se os atributos de tamanho corporal, nicho climático e micro-hábitat estão moldando o processo de diversificação na subfamília Loricariinae. O método, implementado no pacote do R, BAMMtools (Rabosky et al. 2014), utiliza as taxas de diversificação geradas no BAMM para realizar um teste empírico estatístico (regressão simples) entre cada atributo e taxas de diversificação, que será posteriormente comparado com um modelo de distribuição nula obtido através de permutações das taxas evolutivas da filogenia (1000 réplicas). Dessa forma, o STRAPP resolve o possível problema que outros métodos de correlação poderiam apresentar devido a estrutura filogenética dos regimes de diversificação que resultaria em um erro tipo I. As análises realizadas foram monocaudais e as hipóteses alternativas testadas foram que as taxas de diversificação dos atributos estariam positivamente correlacionadas com a diversificação.

Análise de disparidade ao longo do tempo

Para explorar o padrão temporal de evolução fenotípica nós calculamos a disparidade ao longo do tempo (DTT, *disparity-through-time*) para cada atributo (Harmon et al. 2003). Esta abordagem ilustra como os atributos evoluíram entre e dentro dos clados da nossa filogenia e se em algum momento houve desvio da evolução neutra. É complementar ao BAMM, pois evidencia onde houve maior disparidade, se entre as espécies ou entre os clados, caso a evolução não tenha ocorrido sob o movimento browniano. A disparidade é medida como $D = \sum(d_i)/n-1$, onde d_i é a distância Euclidiana pareada entre espécies e n é o número de espécies. Caso a disparidade desvie da evolução neutra, valores negativos ou próximos a 0 indicam que a variação fenotípica ocorreu principalmente entre subclados (por exemplo, entre diferentes tribos, ou gêneros que formem grupamentos monofiléticos), enquanto que valores positivos ou próximos a 1 indicam o oposto, em que houve maior disparidade entre as espécies e os subclados evoluíram independentemente entre si. O teste também nos fornece o valor de MDI (*Morphological Disparity Index*) que representa a diferença de disparidade relativa entre o clado e o esperado pelo modelo nulo. Espera-se que a disparidade fenotípica seja particionada entre subclados num cenário de radiação adaptativa para preenchimento inicial de nichos vagos (Harmon et al. 2003). A análise DTT foi implementada no pacote do R, GEIGER (Harmon et al. 2008).

RESULTADOS

Diversificação

A análise de diversificação mostrou que a Loricariinae possui altas taxas de diversificação, que se mantiveram constantes ao longo do tempo, havendo uma tendência a desaceleração das taxas no período mais recente (Figura 4).

O tamanho corporal apresentou taxas heterogêneas entre os subclados, apresentando um “shift” no clado composto pelas espécies *Brochiloricaria macrodon*, *Loricaria prolixa*, *L. apeltogaster*, *Paraloricaria vetula* e *P. agastor* (Figura 5), onde apenas *P. agastor* possui pequeno porte (Figura 10).

A posição de nicho climático apresentou um padrão heterogêneo de taxas de diversificação entre os subclados, similar ao do tamanho corporal, apresentando também apenas um “shift” envolvendo seis espécies de *Rineloricaria* (*R. morrowi*, *R. fallax*, *R. formosa*, *R.*

teffeana, *R. stewarti*, *R. altpinnis*) (Figura 6). Porém esse subclado apresentou as menores taxas de diversificação, indicando que essas espécies conservaram as posições de nicho mais similares entre as espécies estudadas.

A diversificação da largura de nicho climático revelou o padrão mais heterogêneo, apresentando quatro shifts. A tribo Harttini, aqui representada pelos gêneros *Harttia* e *Harttiella* apresentou uma desaceleração na diversificação, da mesma forma que o subclado formado por espécies dos gêneros *Loricariichthys*, *Pseudoloricaria*, *Limatulichthys* e *Hemiodontichthys*. Um terceiro shift foi composto pelo clado formado pelas espécies de *Rineloricaria* e *Ixinandria* em que o subclado composto pelas espécies *R. eigenmanni*, *R. platyura*, *R. heteroptera*, *R. uracantha* e *R. sneiderni* onde houve aceleração das taxas de diversificação que estavam esfriando. Esse subclado também representou um shift (Figura 7). Observando a filogenia com valores dos traços pode-se perceber que os shifts aconteceram em clados que contém espécies com maiores larguras de nicho climático, pois a grande maioria das espécies de Loricariinae é especialista para esse atributo (Figura 10).

As taxas de diversificação da posição de micro-hábitat (Figura 8) apresentaram taxas relativamente altas que se mantiveram constantes ao longo do tempo, havendo uma tendência a desaceleração no período mais recente. A largura de micro-hábitat (Figura 9) apresentou um padrão mais heterogêneo, onde a tribo Harttini e o grupo *Loricariichthys* (*Pseudoloricaria*, *Limatulichthys*, *Loricariichthys* e *Hemiodontichthys*) tiveram taxas mais lentas de evolução, porém não foram encontrados “shifts”.

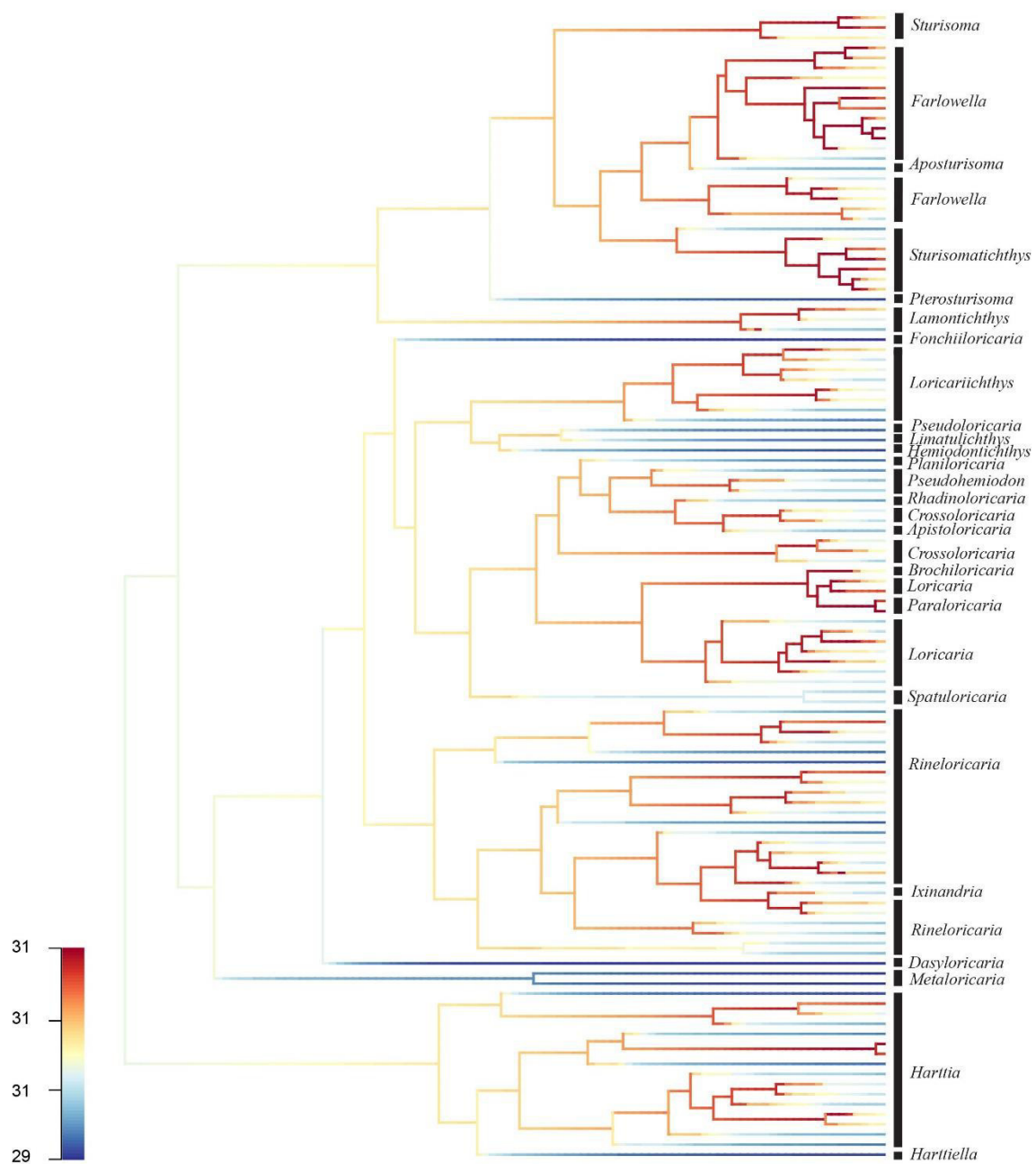


Figura 4. Taxas de diversificação da subfamília Loricariinae contendo 114 espécies. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação.

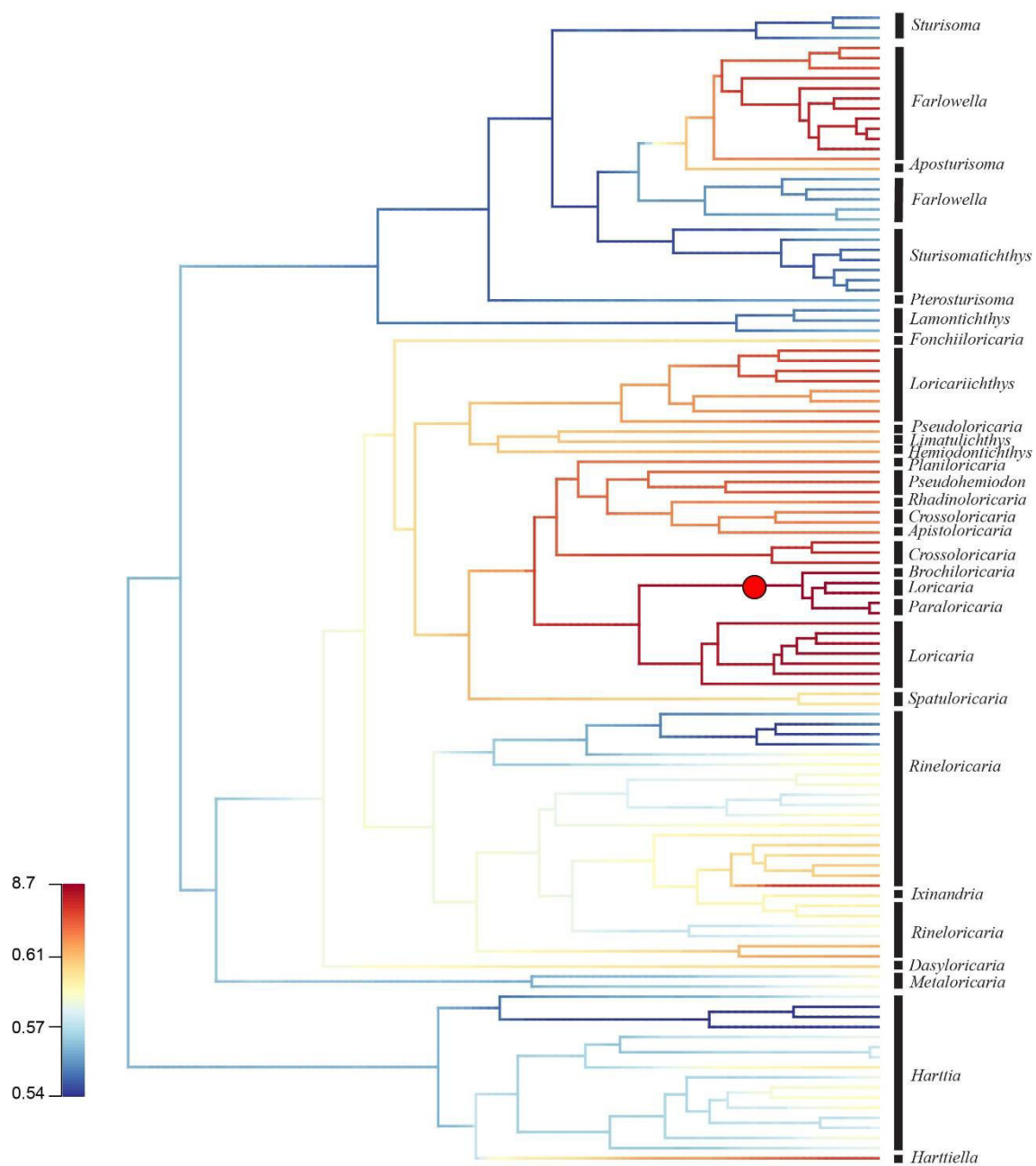


Figura 5. Taxas de diversificação do tamanho corporal (log do comprimento padrão) da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação. O círculo em vermelho evidencia o subclado que apresentou um shift de diversificação.

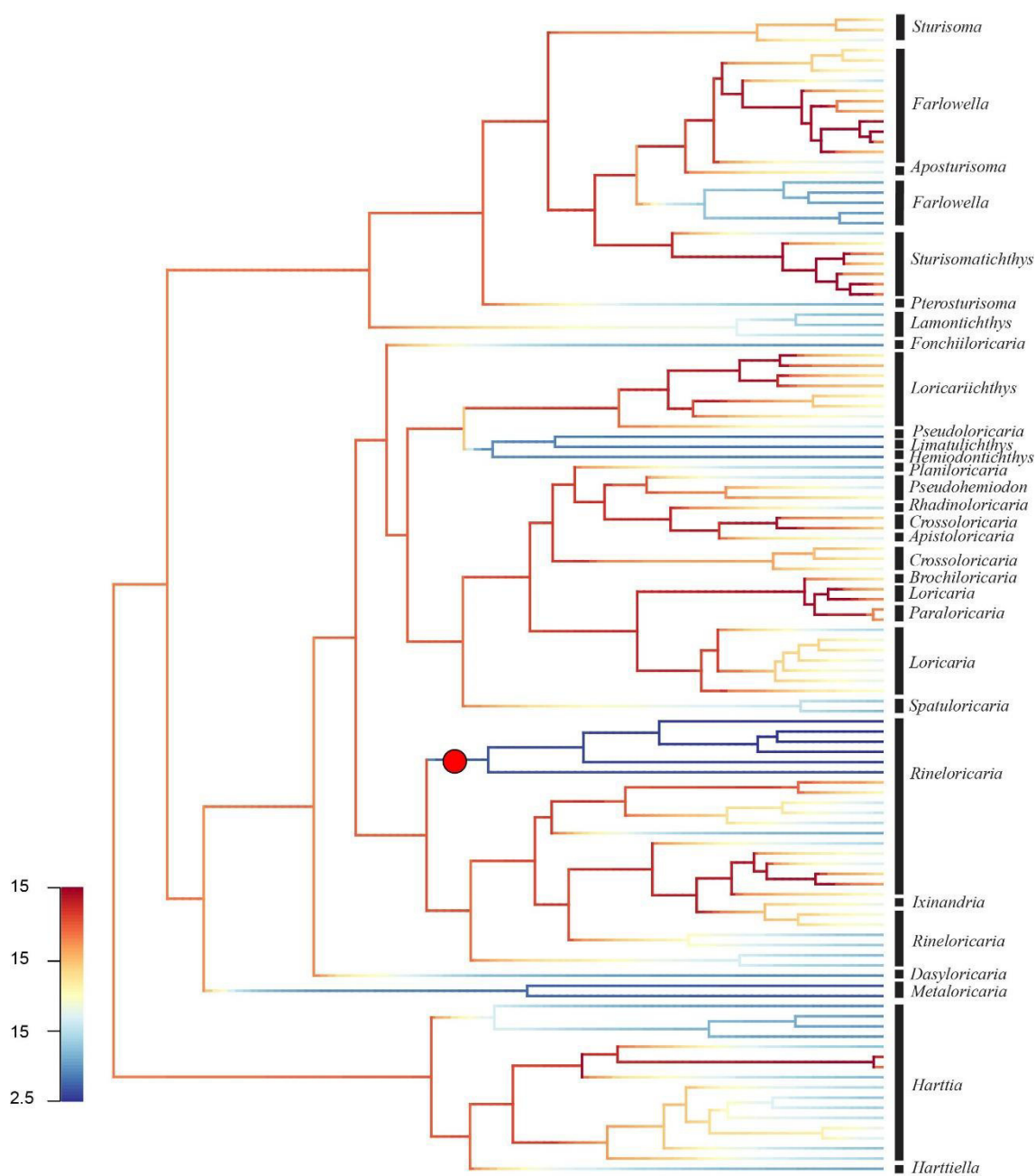


Figura 6. Taxas de diversificação da posição do nicho climático da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação. O círculo em vermelho evidencia o subclado que apresentou um shift de diversificação.

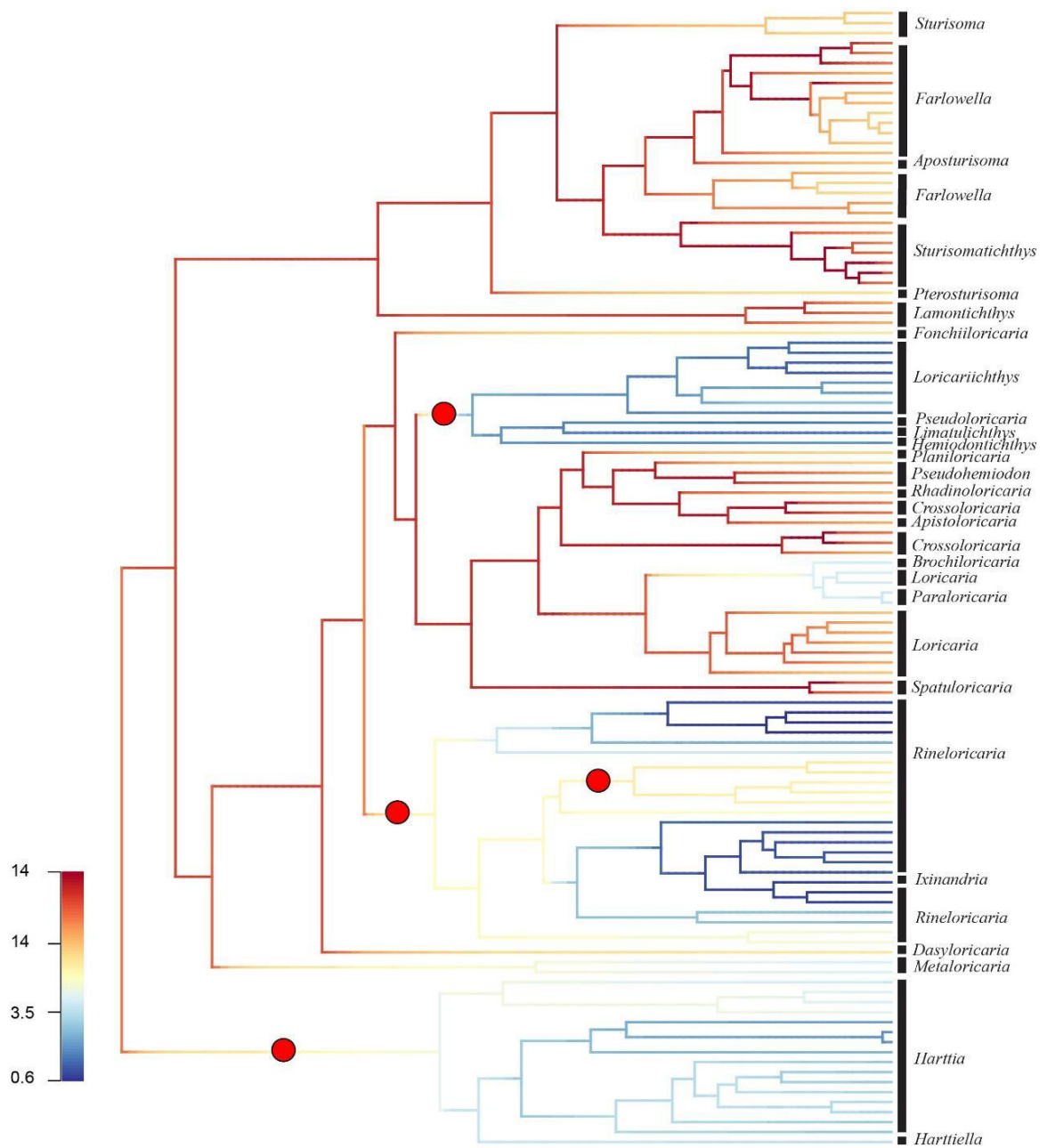


Figura 7. Taxas de diversificação da largura de nicho climático da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação. Os círculos em vermelho evidenciam os subclados que apresentaram shift de diversificação.

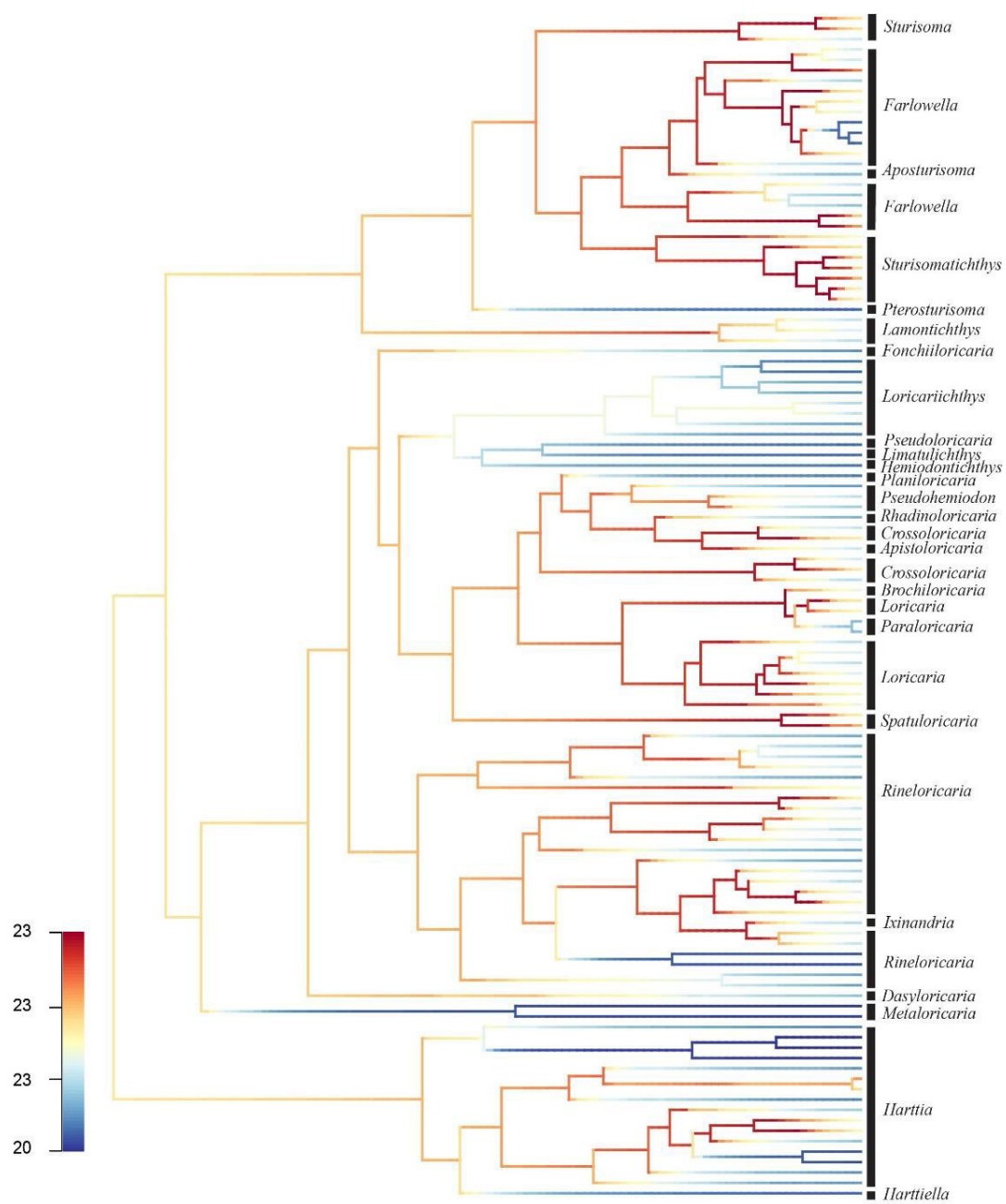


Figura 8. Taxas de diversificação da posição de micro-hábitat da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação.

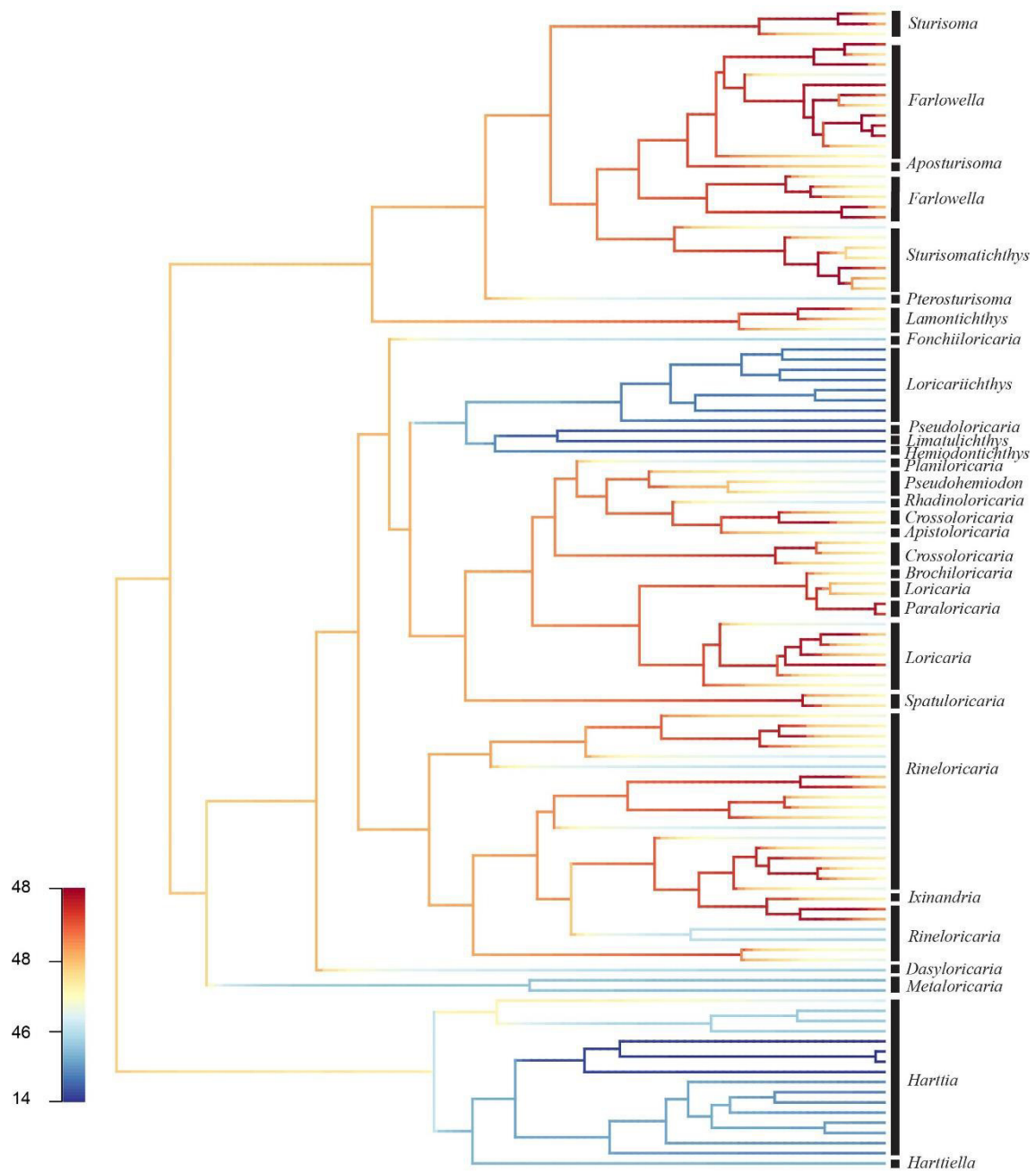


Figura 9. Taxas de diversificação da largura de micro-hábitat da subfamília Loricariinae. Cores frias (azul) representam taxas baixas e cores quentes (vermelho) taxas altas de diversificação.

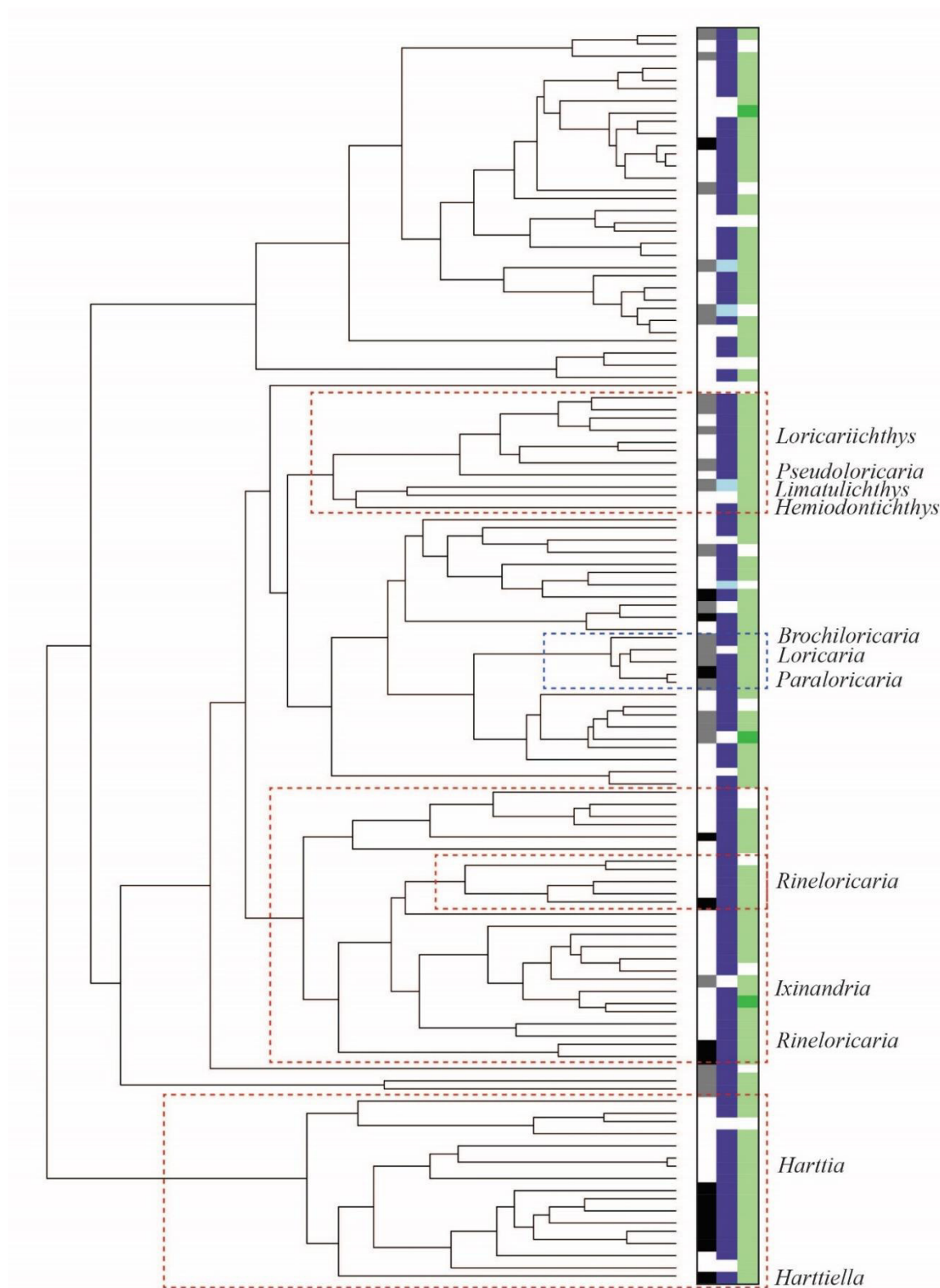


Figura 10. Filogenia com os atributos tamanho corporal, larguras de nicho climático e de micro-hábitat. A primeira coluna evidencia espécies de porte grande (■) e pequeno (■). A segunda coluna evidencia as espécies com maiores larguras de nicho climático, ou seja, generalistas (■), as com menores, especialistas (■). A terceira coluna representa as espécies com maiores larguras de micro-hábitat (■) e menores (■). Os valores intermediários dos atributos foram representados pelos espaços em branco. Os polígonos pontilhados em vermelho indicam os clados que apresentaram shift de largura de nicho climático e o pontilhado em azul o clado que apresentou shift de tamanho corporal.

Análise de correlação filogenética

Para investigar uma possível correlação dos traços com o processo de diversificação foi realizada a análise de correlação filogenética, STRAPP. Os testes revelaram não haver correlação entre nenhum dos atributos considerados no presente estudo e a diversificação (valores de $p > 0,05$) mostrando que o processo evolutivo de Loricariinae, uma subfamília altamente diversificada, parece ser independente de importantes atributos fenotípicos que abrangem desde características morfológicas (tamanho corporal), até características ecológicas em escala local (micro-hábitat) e características ecológicas em escala de paisagem (nicho climático).

Análise de disparidade ao longo do tempo

O DTT revelou que na maior parte da história evolutiva da subfamília as médias de disparidade do tamanho corporal, posições de nicho climático e micro-hábitat evoluíram de forma neutra, porém apresentaram picos de disparidade fenotípica entre as espécies no tempo mais recente (Figura 11A, B e C, respectivamente). As larguras de nicho climático e micro-hábitat desviaram-se da evolução neutra na metade da sua história evolutiva, onde a disparidade fenotípica também ocorreu entre as espécies (Figura 11D, E). Dessa forma, podemos destacar que a evolução fenotípica recente em Loricariinae ocorreu independente das relações filogenéticas da subfamília, pois as espécies apresentaram maior disparidade entre si que os subclados nas quais elas estão inseridas.

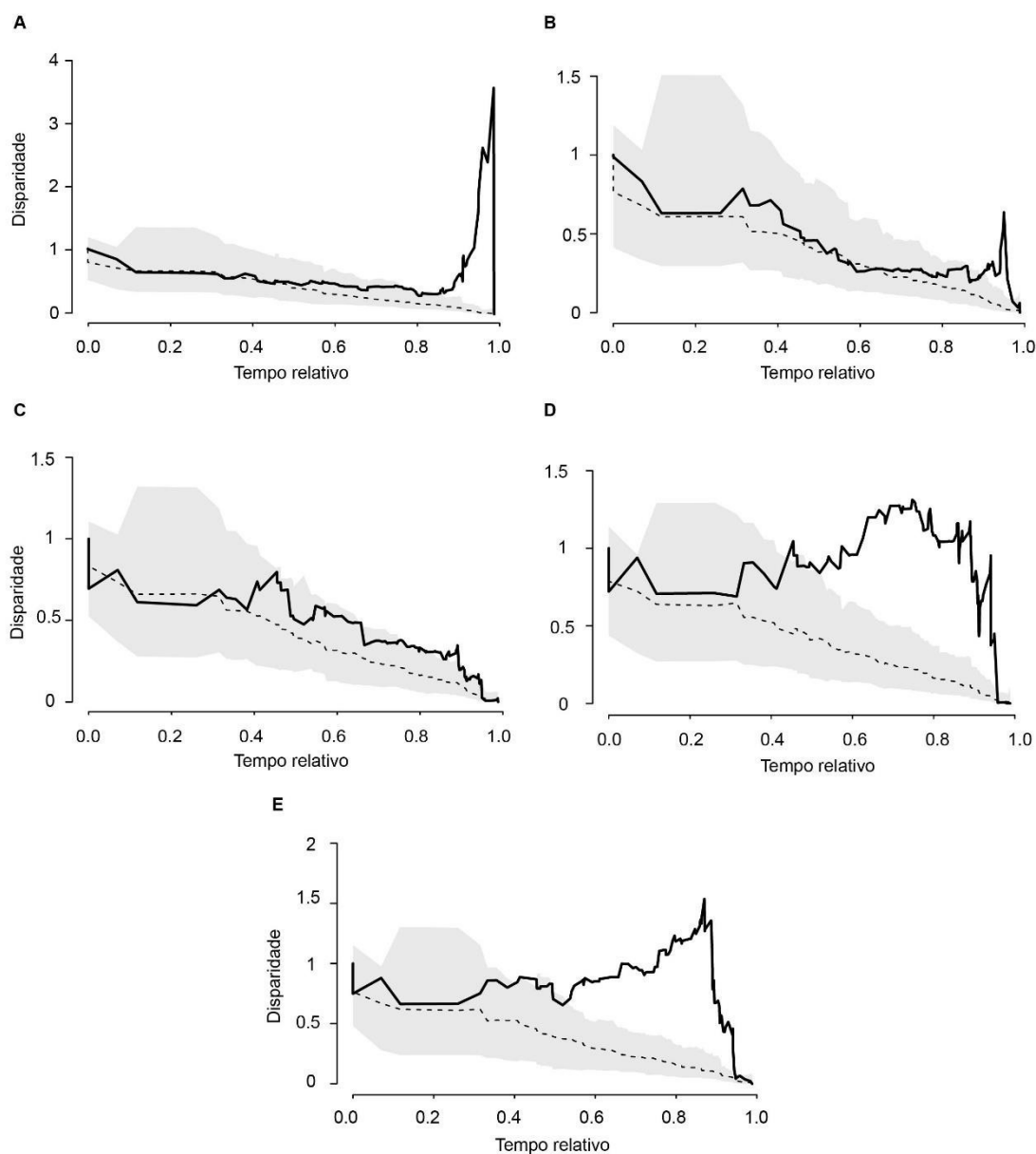


Figura 11. Plots de disparidade ao longo do tempo (DTT) para tamanho corporal (A, MDI= 0.25), nicho climático (B, MDI= 0.09), micro-hábitat (C, MDI= 0.10), largura de nicho climático (D, MDI= 0.44) e largura de micro-hábitat (E, MDI= 0.39) das 114 espécies de Loricariinae. A linha sólida indica a disparidade empírica calculada para a filogenia. A linha pontilhada indica a média de disparidade esperada para o modelo nulo (evolução neutra dos atributos). A área sombreada representa o intervalo de 95% de confiança para a distribuição nula simulada dos atributos.

DISCUSSÃO

No presente trabalho, demonstramos através de análises filogenéticas que a subfamília Loricariinae apresenta altas e constantes taxas de diversificação. A evolução dos atributos tamanho corporal, posição de nicho climático e largura de nicho climático revelou um padrão mais heterogêneo, apresentando shifts de diversificação. Já as taxas de diversificação do micro-

hábitat e da largura de micro-hábitat apresentaram padrões homogêneos, não apresentando shifts de diversificação.

O tamanho corporal é um dos mais importantes atributos estudados pela biologia evolutiva, pois é fortemente correlacionado com caracteres fisiológicos e do fitness, sendo comumente considerado como proxy para muitos padrões morfológicos, fisiológicos e ecológicos dos animais (Labarbera 1989). O shift de diversificação encontrado no clado composto por *Brochiloricaria macrodon*, *Loricaria prolixa*, *L. apeltogaster*, *Paraloricaria vetula* e *P. agastor* mostrou que a espécie *P. agastor* apresentou maior taxa de diversificação, sendo a única espécie de pequeno porte. Maiores tamanhos corporais podem representar custos aos organismos ao sofrerem seleção através de diversos mecanismos ecológicos, evolutivos e fisiológicos, como pressões de predação, maturidade sexual tardia, disponibilidade de recursos para o desenvolvimento (Blanckenhorn 2000). Dessa forma, o shift encontrado, pode ser resultado de pressões seletivas que atuaram exclusivamente sobre *P. agastor*.

Com relação ao nicho, exploramos aqui a diversificação de dois aspectos do nicho da subfamília Loricariinae, o nicho climático e o micro-hábitat. O nicho é um conceito central em ecologia e evolução, definido como o conjunto de condições bióticas e abióticas no qual a espécie é capaz de persistir e manter populações estáveis (Hutchinson 1957). Muitos aspectos do nicho das espécies podem ser conservados ao longo do tempo evolutivo e essa tendência é chamada de conservatismo de nicho e sabe-se que a evolução do nicho pode estar diretamente ligada ao processo evolutivo de especiação e diversificação das espécies (Wiens & Graham 2005). A diversificação da posição do nicho climático revelou um padrão de conservatismo de nicho para as espécies de *Rineloricaria*, o gênero de maior riqueza da subfamília. O conservatismo de nicho pode ser importante para diversos outros processos como especiação alopátrica, padrões de riqueza de espécies e respostas a mudanças climáticas globais (Wiens & Graham 2005). Portanto, entender os mecanismos evolutivos que levaram essas espécies a conservarem a posição de nicho climático pode auxiliar na compreensão da história evolutiva do clado e até mesmo na conservação das espécies, haja vista as aceleradas mudanças ambientais globais. Um outro aspecto importante nesse cenário atual de mudanças climáticas foram as larguras de nicho climático e micro-hábitat. Evidenciamos que a maioria das espécies de Loricariinae é especialista para ambos atributos, o que pode ter consequências negativas frente a mudanças ambientais.

As análises de correlação filogenética não evidenciaram uma evolução dependente dos traços avaliados na subfamília. E a análise de disparidade ao longo do tempo revelou um padrão

muito semelhante de evolução entre os traços, onde no princípio da história evolutiva os atributos evoluíram de forma neutra e depois as espécies apresentaram maior disparidade entre si que o esperado pelo modelo nulo. Esses resultados indicam que a subfamília evoluiu através de uma radiação não adaptativa (Gittenberger 1991). Uma enorme quantidade de eventos de especiação (radiação) ocorreu a partir da metade do tempo de existência da subfamília, que hoje possui a segunda maior riqueza de espécies dentro de Loricariidae. Porém, as análises de correlação filogenética não apontaram correlação entre a os atributos estudados e a diversificação, como seria esperado caso a subfamília tivesse evoluído sob radiação adaptativa. Em uma radiação adaptativa as linhagens apresentam altas taxas de especiação no início da sua história evolutiva, onde devido a seleção ecológica divergente surgem espécies simpátricas que ocupam diferentes nichos- especiação ecológica e dessa forma, uma relação entre os atributos ecológicos das espécies e diversificação é esperada (Schluter 2000). O que não foi evidenciado para os Loricaríneos.

A radiação dos peixes Neotropicais é ligada a hipótese hidrogeológica a qual prediz que a diversificação dessa biota esteve intimamente relacionada com processos geológicos de formação dos sistemas de drenagem (bacias) (Montoya-Burgos 2003), em que eventos de divisões de drenagem, deslocando cursos de rios e repetidas incursões e transgressões marinhas podem ter ocorrido promovendo diversificação (Lundberg et al. 1998). Para peixes dulcícolas, processos climáticos e geológicos como mudanças no nível do mar e alterações no curso de rios, podem resultar tanto em eventos de dispersão como no isolamento de populações, podendo ter importantes consequências evolutivas (Albert et al. 2011). De fato, alguns estudos comprovaram a influência dos eventos geomorfológicos (captura de rios) e mudanças climáticas (flutuações no nível do mar) na estrutura da biota de peixes dulcícolas Neotropicais (BurrIDGE et al. 2006; Turchetto-Zolet et al. 2012; Lima et al. 2016). Nesse contexto, é mais provável que o processo de diversificação da subfamília tenha ocorrido em um cenário de eventos vicariantes que atuaram isolando espécies, e então ocorreram processos de especiação alopátrica. A teoria de radiação não adaptativa prediz que a diversificação de um clado ocorre não acompanhada de relevantes diferenças de nicho em espécies alopátricas (Gittenberger 1991). Dessa forma uma relação entre os atributos e taxas evolutivas não é esperada, assim como pudemos observar para os Loricaríneos.

As análises de DTT reforçam essa conclusão, pois em boa parte da história evolutiva do clado os atributos evoluíram neutramente, acumulando diferenças proporcionalmente ao tempo de história evolutiva compartilhada (Frey & Kroy 2005) e, portanto, desassociados das altas

taxas de diversificação. Apesar de, por muito tempo, ter se admitido que clados alopátricos possuíam menores taxas de diversificação que clados que evoluíram em simpatria (McCune & Lovejoy 1998), exemplos de altas taxas de diversificação ocorrendo em radiações não adaptativas (comparáveis as observadas em radiações adaptativas) já foram constatados (Near & Bernard 2004; Kosak et al. 2006), assim como demonstramos para a subfamília Loricariinae.

Entretanto, as análises de DTT também revelam que os atributos que anteriormente evoluíram neutramente passaram a apresentar maior diparidade dentro dos clados no presente. Esse padrão pressupõe que, apesar de a subfamília ter evoluído sob radiação não adaptativa, processos de seleção divergente possivelmente ocorreram em espécies independentemente, levando a essa disparidade significativa entre as espécies. De fato, oportunidades ecológicas podem surgir e promover diferenças ecológicas entre as espécies, mesmo que essas tenham surgido através de especiação não ecológica (Rundell & Price 2009). A distribuição dos traços de larguras de nicho climático e micro-hábitat na filogenia são, provavelmente, reflexo do processo de seleção ecológica no tempo recente, pois quase a totalidade das espécies evoluíram para especialistas.

Observando ainda os resultados, nós vemos que a diversificação da linhagem está sutilmente desacelerando no tempo presente. Rabosky (2009) propôs que existem também limites ecológicos à diversificação, análogo à ideia de capacidade suporte e limite ao crescimento de populações. Porém, a ideia de limites ecológicos também tem sido aplicada a clados em escalas macroevolutivas (Ricklefs 2009; Wiens, 2011). Nesse contexto, a diversificação dos cascudos da subfamília Loricariinae pode estar caminhando para estase, uma vez que os Neotrópicos experimentam no presente um período de estabilidade hidrogeológica (Rull 2011), não havendo eventos vicariantes marcantes, o que possivelmente conduziria a evolução do clado ao seu limite ecológico para diversificação.

CONCLUSÕES

Os resultados obtidos evidenciam que a subfamília Loricariinae evoluiu num processo de radiação não adaptativa, em que atributos reconhecidos por determinarem importantes aspectos biológicos e evolutivos das espécies não foram determinantes para o processo de diversificação. Eventos vicariantes parecem ter promovido a alta diversificação do clado, através de isolamento e subsequente especiação alopátrica, de acordo com o que previamente

havia sido proposto pela chamada hipótese hidrogeológica, a qual prediz que a diversificação dessa biota esteve intimamente relacionada com processos geológicos de formação dos sistemas de drenagem. Entretanto, encontramos evidências também que no tempo presente processos de seleção divergente atuaram no clado promovendo disparidade entre as espécies.

Apesar de a subfamília Loricariinae ser reconhecida como altamente diversificada, ser a segunda maior em riqueza de espécies dentro de Loricariidae e ser cosmopolita na região Neotropical, pouco se conhece a respeito de sua história evolutiva. O modelo aqui apresentado revela uma hipótese evolutiva robusta para a subfamília, e um exemplo único de radiação não adaptativa em peixes dos Neotrópicos, que pode ser um passo inicial para o entendimento dos processos que levaram a extraordinária diversificação dos peixes Neotropicais, dos quais pouco se conhece ainda hoje.

Além disso, os resultados chamam atenção para a escassez de conhecimento a respeito dos eventos vicariantes e suas consequências evolutivas em ambientes dulcícolas. Os sistemas dulcícolas são notoriamente menos estudados quando comparado aos sistemas terrestres e marinhos em diversos campos de pesquisa, dentre eles macroevolução, portanto para que passemos a ter uma melhor compreensão sobre a diversidade biológica e sua dinâmica nesses sistemas mais estudos serão necessários.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albert JS, Petry P & Reis RE. 2011. Major Phylogenetic patterns. In J.S. Albert & R. E. Reis (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (p. 21-57). Los Angeles: University of California Press.
- Baker J, Meade A, Pagel M & Venditti C. 2015. Positive phenotypic selection inferred from phylogenies. *Biol. J. Linn. Soc.* 118(1): 95-115.
- Blanckenhorn, WU. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *Q. Rev. Biol.* 75(4): 385-407.
- Burridge CP, Craw D & Waters JM. 2006. River capture, range expansion, and cladogenesis: the genetic signature of freshwater vicariance. *Evolution* 60: 1038-1049.
- Covain R, Fisch-Muller S, Oliveira C, Mol JH, Montoya-Burgos J I & Dray S. 2016. Molecular phylogeny of the highly diversified catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes, Loricariidae) reveals incongruences with morphological classification. *Mol. Phylogenet. Evol.* 94: 492-517.
- De Pinna MCC. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. In: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZM & Lucena CAS (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Edipucrs Porto Alegre, Porto Alegre, Brazil, p. 279–330,
- Diniz-Filho JAF, Gouveia SF & Lima-Ribeiro MS. 2013. Evolutionary macroecology. *Front. Biogeogr.* 5(3): 195-203.
- Dolédéc S, Chessel D & Gimaret-Carpentier C. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81(10): 2914-2927.
- Domisch S, Amatulli, G & Jetz W. 2015. Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Sci. Data* 2.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D & Rambaut A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 *Mol. Biol. Evol.* 29: 1969-1973.
- Duran A. 2016. *Evolução do nicho climático em primatas*. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) – Universidade Federal do Paraná, 87 p.
- Eldredge N & Gould SJ. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Ayala FJ & Avise JC. (Eds.), *Essential readings in Evolutionary Biology*. John Hopkins University Press, Baltimore, p.82-115.
- Eschmeyer WN, Fricke R & van der Laan, R (eds). **CATALOG OF FISHES: GENERA, SPECIES, REFERENCES.**
(<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).
Electronic version accessed 2016. [This version was edited by Bill Eschmeyer.]
- Eschmeyer WN & Fong JD. **SPECIES BY FAMILY/SUBFAMILY.**
(<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>).
Electronic version accessed 2018. [Recalculated with each new version; based on current

literature, this provides all available species names, valid species, and species described in the last 10 years by family/subfamily.]

Fick SE & Hijmans RJ. 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.*

Fitzjohn RG. 2010. Quantitative Traits and Diversification. *Syst. Biol.* 59(6): 619–633.

Frey E & Kroy K. 2005. Brownian motion: a paradigm of soft matter and biological physics. *Annalen. der Physik.*, 14(1-3), 20-50.

Froese R & Pauly D. 2016. Editors. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (10/2016).

GBIF. 2012. Recommended practices for citation of the data published through the GBIF Network. Version 1.0 (Authored by Vishwas Chavan), Copenhagen: Global Biodiversity Information Facility. Pp.12, ISBN: 87-92020-36-4. Accessible at http://links.gbif.org/gbif_best_practice_data_citation_en_v1.

Gittenberger E. 1991. What about non-adaptive radiation? *Biol. J. Linn. Soc.* 43(4): 263-272.

Green PJ. 1995. Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination. *Biometrika* 82: 711–732.

Hall TA. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic. Acids. Symp. Ser.* 41: 95–98.

Harmon LJ, Schulte II JA, Larson A & Losos JB. 2003. Tempo and mode of evolutionary radiation in Iguanian lizards. *Science* 301: 961–964.

Harmon L, Weir J, Glor R & Challenger W. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24: 129–131.

Hernández CE, Rodríguez-Serrano E, Avaria-Llautureo J, Inostroza-Michael O, Morales-Pallero B, Boric-Bargetto D ... & Meade A. 2013. Using phylogenetic information and the comparative method to evaluate hypotheses in macroecology. *Methods Ecol. Evol.* 4(5): 401-415.

Hunt G. 2012. Measuring rates of phenotypic evolution and the inseparability of tempo and mode. *Paleobiology* 38 (3): 351–373.

Hutchinson GE. 1957. The multivariate niche. In: *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* 512 p.

Isbrücker IJH, Nijssen H. 1976. The South American Mailed Catfishes of the genus *Pseudoloricaria* Bleeker, 1862 (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Beaufortia*. 325(25).

Johnson T & Barton N. 2005. Theoretical models of selection and mutation on quantitative traits. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 360: 1411.

Kozak KH, Weisrock DW & Larson A. 2006. Rapid lineage accumulation in a non-adaptive radiation: phylogenetic analysis of diversification rates in eastern North American woodland salamanders (Plethodontidae: Plethodon). *Proc. R. Soc. B* 273: 539–546.

Kozak KH & Wiens JJ. 2010. Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecol. Lett.* 13:1378–1389.

- Labarbera M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20(1): 97-117.
- Larson A. 1996. Tempo and Mode in Evolution: Genetics and Paleontology 50 Years After Simpson. *Science* 271(5252): 1075-1076.
- Lima SM, Vasconcellos AV, Berbel-Filho WM, Lazoski C, Russo CA, Sazima I & Solé-cava AM. 2016. Effects of Pleistocene climatic and geomorphological changes on the population structure of the restricted-range catfish *Trichogenes longipinnis* (Siluriformes: Trichomycteridae). *Syst. Biodivers.* 14(2): 155-170.
- Lundberg JG, Marshall LG, Guerrero J, Horton B, Malabarba MCSL & Wesselingh F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, 27.
- Martinez PA, Zurano JP, Amado TF & Jacobina UP. 2015. Chromosomal diversity in tropical reef fishes is related to body size and depth range. *Mol. Phylo. Evol.* 93: 1-4.
- McCune AR & Lovejoy NR. 1998. The relative rate of sympatric and allopatric speciation in fishes. Pp. 172–185 In: D. J. Howard and S. H. Berlocher, eds. *Endless forms: species and speciation*. Oxford Univ. Press, New York.
- Moen DS & Wiens JJ. 2017. Micro-habitat and Climatic Niche Change Explain Patterns of Diversification among Frog Families. *Am. Nat.* 190(1).
- Montoya-Burgos JJ. 2003. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Mol. Ecol.* 12(7): 1855–1867.
- Morlon H. 2014. Phylogenetic approaches for studying diversification. *Ecol. Lett.* 17(4): 508-525.
- Near TJ & Benard MF. 2004. Rapid allopatric speciation in logperch darters (Percidae: Percina). *Evolution* 58(12): 2798-2808.
- Nelson JS. 2006. *Fishes of the world*. 4th ed. Hoboken, N.J: John Wiley.
- Price, SA, Tavera JJ, Near TJ & Wainwright, PC. 2012. Elevated rates of morphological and functional diversification in reef-dwelling haemulid fishes. *Evolution* 67(2): 417–428.
- Pyron RA & Burbrink FT. 2013. Phylogenetic estimates of speciation and extinction rates for testing ecological and evolutionary hypotheses. *Trends Ecol. Evol.* 28(12): 729–736.
- Rabosky DL. 2009. Ecological limits and diversification rate: alternative paradigms to explain the variation in species richness among clades and regions. *Ecol. Lett.* 12(8): 735-743.
- Rabosky DL, Santini F, Eastman J, Smith SA, Sidlauskas BL, Chang J & Alfaro ME. 2013. Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nat. Commun.* 4:1958.
- Rabosky DL. 2014. Automatic Detection of Key Innovations, Rate Shifts, and Diversity-Dependence on Phylogenetic Trees. *PLoS ONE*, 9(2) e89543.

- Rabosky DL, Grundler M, Anderson C, Title P, Shi J, Huang H, Brown JW & Larson J. 2014. BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Method. Ecol. Evol.* 5: 701–707.
- Rabosky DL & Huang H. 2015. A Robust Semi-Parametric Test for Detecting Trait-Dependent Diversification, *Syst. Biol.* 65(2): 181-193, Issue 2.
- Rambaut A & Drummond J. 2007. Tracer 1.5. MCMC Trace File Analyser.
- Reis RE, Kullander SO & Ferraris CJ JR. 2003. (Eds.). Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. Edipucrs Porto Alegre, Porto Alegre, Brasil, 742 p.
- Reynolds JD, Blackburn TM & Gaston KJ. 2003. Macroecology: concepts and consequences, v.43.
- Ricklefs RE. 2007. Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends Ecol. Evol.* 22(11): 601–610.
- Ricklefs RE. 2009. Speciation, extinction, and diversity. In: *Ecology and Speciation* (eds Butlin R, Bridle J & Schluter D.). Cambridge University Press, p. 257–277.
- Rull V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends Ecol. Evol.* 26(10): 508-513.
- Rundell RJ & Price TD. 2009. Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends Ecol. Evol.* 24(7): 394-399.
- Sánchez RO & Martínez VH. 2017. Morphological variations of the three otoliths of some species of the family Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes). *Neotrop. Ichthyol.* 15(1), e160058.
- Schaefer SA & Stewart DJ. 1993. Systematics of the *Panaque dentex* species group (Siluriformes: Loricariidae), wood-eating armored catfishes from tropical South America. *Ichthyol. Explor. Freshwat.* 4: 309–342.
- Schaefer SA. 1998. Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the Neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). In: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZMS, Lucena CAS, editors. *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs. p. 375–400.
- Schluter D. 2000. *The ecology of adaptive radiations*. Oxford, UK: Oxford University Press, 296 p.
- Schluter D. 2009. Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* 323: 737–741.
- Schnitzler J, Graham CH, Dormann CF, Schiffers K, Linder PH & Higgins S. 2012. Climatic niche evolution and species diversification in the Cape flora, South Africa. *J. Biogeogr.* 39: 2201–2211.
- Simpson GG. 1953. *The Major Features of Evolution*. London, UK: Columbia University Press, 434 p.
- Simpson GG. 1944. *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University, 237 p.

- Sobel JM, Chen GF, Watt LR & Schemske DW. 2010. The biology of speciation. *Evolution* 64: 295–315.
- Thomas GH & Freckleton RP. 2012. MOTMOT: models of trait macroevolution on trees: MOTMOT. *Meth. Ecol. Evol.* 3(1): 145–151.
- Thompson JD, Higgins DG & Gibson TJ. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucl. Acids Res.* 22: 4673–4680.
- Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F & Palma-Silva C. 2012. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Mol. Ecol.* 22: 1193-1213.
- Wiens JJ & Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519-539
- Wiens JJ. 2011. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits”. *Q. Rev. Biol.* 86(2): 75-96.